Linzer biol. Beitr.	34/1	485-502	30.8.2002

Einfluss der Temperatur auf die Embryonal- und Larvalentwicklung bei verschiedenen Grillenarten (Insecta: Orthoptera)

R. STURM

A b s t r a c t : Influence of temperature on the embryogenesis and larval development of various cricket species (Insecta: Orthoptera).

The present contribution follows the question, if various crickets show a certain dependence of their embryonal and larval development on the environmental temperature. For the investigation, animals of the four species *Teleogryllus commodus*, *Gryllus assimilis*, *Gryllus bimaculatus*, and *Acheta domesticus* were used. The environmental temperature in the climate chamber was set to 23 °C, 25 °C, and 30 °C, respectively. As the results of the study show, both the embryogenesis and the larval development are significantly shortened with rising temperature. Within the investigated temperature range, the duration of embryogenesis is decreased between 30 and 50 %, depending on the observed cricket species. The duration of the larval development is uniformly decreased between 40 and 50 %. This is expressed by a remarkable shortening of the timespan between single larval moults and a decrease of the number of larval instars. For all investigated cricket species the average number of instars is decreased by 2, when rising the environmental temperature from 23 °C to 30 °C. The results of this contribution correlate very well with the habitat preferences of the crickets in their natural environment. All investigated species prefer warm temperatures and therefore live in mediterranean regions. *Acheta domesticus* lives in most parts of Europe, but surviving the cold season is only possible in heated habitats. For all species embryogenesis and larval development are mainly limited to the warmer seasons.

K e y w o r d s : Orthoptera, cricket, embryogenesis, larval development, larval moult.

Einleitung

Allgemeine Bemerkungen

Entwicklung und Fortpflanzung der Insekten werden in hohem Maße von exogenen Faktoren direkt oder indirekt (über die Wirkung auf andere Organismen) beeinflusst (TAUBER et al. 1986). Unter natürlichen Bedingungen sind die Tiere einer Kombination von abiotischen und biotischen Umweltfaktoren ausgesetzt, welche letztendlich die Verbreitung und Häufigkeit einer Art bestimmen. Als besonders wichtiger exogener Parameter gilt in Hinblick auf Entwicklungsdauer und Fortpflanzungsrate eines Insektes

die Umgebungstemperatur. Jede Insektenart entwickelt sich in einem Vorzugstemperaturbereich; Temperaturen außerhalb dieses Bereiches erhöhen die Mortalitätsrate. Neben der Temperatur ist als wichtiger Parameter noch die Dauer der täglichen Lichtzeit (Photophase) bzw. der rhythmische Wechsel von Licht- und Dunkelzeit (Photoperiode) anzuführen. Die Photoperiode vermag einerseits kurzzeitige (tagesperiodische) Verhaltensantworten zu induzieren (Tagesrhythmik), als auch eine zeitliche Einklinkung der Entwicklung in die Bedingungen des Lebensraumes (Jahresrhythmik; GEWECKE 1995). In beiden Fällen müssen die Tiere zur exakten Zeitmessung mittels innerer Uhr imstande sein. Die Dauer der täglichen Beleuchtung kann sich sowohl auf die Geschwindigkeit der Entwicklung als auch auf die Ausbildung von Größe, Form und Färbung auswirken. Einige Insektenlarven wachsen unter Langtagbedingungen (16 oder mehr Stunden Licht) schneller als unter Kurztagbedingungen. Bei anderen Arten ist es genau umgekehrt. Manchmal gilt auch das quantitative Nahrungsangebot als beschränkender Faktor für Fortpflanzung und Entwicklung. Sehr häufig wird die Fortpflanzungsrate von der Art des zur Verfügung stehenden Futters beeinflusst (z.B. MERKEL 1977, SCHRAMM 1972, MCNEILL 1973). Letztlich ist als wirksamer Parameter noch die Populationsdichte zu erwähnen. Bei einer Verknappung lebensnotwendiger Umweltressourcen (Nahrung, Brutstätten, Verstecke) führt die Konkurrenz unter den Individuen zu einer Verringerung der Fortpflanzungs- und Überlebensrate.

Temperaturabhängigkeit der Embryonal- und Larvalentwicklung

Es gilt heute als erwiesen, dass die gesamte Entwicklungszeit eines Insekts mit steigender Temperatur exponentiell abnimmt (VAN'T HOFFsche RGT-Regel). Experimente zur Untermauerung dieser Theorie wurden unter anderem von BEHRENS et al. (1983) und HOFFMANN (1974) an Mittelmeer-Feldgrillen, von BRAUNE (1971) an Weichwanzen und von NEUMANN & HEIMBACH (1975) an Kohlweißlingen durchgeführt. Weiters wurde der Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung der Eier von Taufliegen ausführlich untersucht (VARLEY et al. 1980). Generell kann die Beziehung zwischen Entwicklungszeit und Temperatur durch zahlreiche verschiedene Exponentialfunktionen dargestellt werden, von welchen die so genannte Kettenlinien-Funktion (JANISCH 1925) die meist gebrauchte ist. In den häufigsten Fällen ist es jedoch auch ausreichend, wenn durch die Punkte mit den Koordinaten Entwicklungsgeschwindigkeit (Reziprokwert der Entwicklungszeit) und Temperatur eine Regressionsgerade gelegt wird. Durch den Schnitt dieser Geraden mit der Temperaturachse erhält man eine wichtige physiologische Größe, nämlich den Entwicklungsnullpunkt. Dabei handelt es sich um jene Temperatur, bei welcher die Entwicklung des betrachteten Insekts zum Stillstand kommt (GEWECKE 1995).

BEHRENS et al. (1983) konnten durch Experimente an *Gryllus bimaculatus* feststellen, dass der Entwicklungsnullpunkt dieser Grillenart bei konstanten 16.6 °C liegt. Weiters konnte herausgefunden werden, dass die Tiere in ihrer Entwicklung wesentlich empfindlicher auf tagesperiodische Wechseltemperaturen als auf konstante Temperaturen ansprechen. So beschleunigen schnell wechselnde Temperaturen (z.B. 14 °C bzw. 26 °C alle 2 h) sowohl die Embryonal- als auch die Larvalentwicklung, sofern das Temperaturoptimum noch nicht erreicht ist. Dort führen die Wechseltemperaturen nämlich zu einer deutlichen Verzögerung der Entwicklung.

Die Taufliege *Drosophila melanogaster*, welche ein weiteres anschauliches Beispiel darstellt, zeigt ihren Entwicklungsnullpunkt bei etwa 12 °C und ihre maximale Ent-

wicklungsgeschwindigkeit bei ca. 30 °C (VARLEY et al. 1980). Als letztes Beispiel sei die Entwicklung des Kohlweißlings *Pieris brassicae* genannt, welche sich ebenfalls mit steigender Temperatur signifikant verkürzt (NEUMANN & HEIMBACH 1975). Der Entwicklungsnullpunkt dieser Spezies liegt bei etwa 14 °C. Wechseltemperaturen besitzen bei diesem Schmetterling einen ähnlich beschleunigenden Effekt auf die Embryonal- und Larvalentwicklung wie bei *Gryllus bimaculatus*.

Ziel der vorliegenden Studie

Dank zahlreicher Untersuchungen zwischen 1970 und 1985 ist heute schon sehr viel über die Temperaturabhängigkeit von physiologischen Prozessen bei Insekten bekannt. Innerhalb der Gruppe der Orthoptera sind diesbezüglich jedoch nur wenige Arten im Detail studiert worden, unter ihnen *Camnula pellucida*, *Gryllus bimaculatus*, *Locusta migratoria migratorioides* und *Melanoplus mexicanus* (HOFFMANN 1985). In der vorliegenden Arbeit wurden Daten zur Temperaturabhängigkeit der Embryonal- und Larvalentwicklung für folgende Grillenspezies erhoben (Abb.1):

- *Teleogryllus commodus* WALKER (1869)
- *Gryllus assimilis* FABRICIUS (1753)
- *Gryllus bimaculatus* DE GEER (1773)
- *Acheta domesticus* LINNAEUS (1758)

Das Hauptaugenmerk wurde bei der Untersuchung darauf gelegt, das Wissen über die Wirkung exogener Faktoren auf Insekten zu erweitern. Die Auswirkung verschiedener Temperaturen auf die Entwicklung und Fortpflanzung der oben angeführten Grillen wurde untereinander sowie mit Ergebnissen aus diversen Publikationen verglichen. *Gryllus bimaculatus*, über deren Temperaturverhalten schon etliches bekannt ist, sollte als Referenz dienen, um eine möglichst hohe Konsistenz zwischen den im Rahmen der Arbeit gewonnenen Daten und jenen aus Publikationen herzustellen. Im Falle von *Teleogryllus commodus*, der hauptsächlich am Institut für Zoologie der Universität Salzburg gezüchteten Art, wurde mit den Untersuchungen noch ein weiteres Ziel verfolgt: Durch die Ermittlung der optimalen Reproduktions- und Entwicklungstemperatur sollte eine Erhöhung der Zuchteffizienz herbeigeführt werden.

Material und Methoden

Zucht und Haltung der Grillen

Die Zucht und Haltung der vier untersuchten Grillenarten erfolgte in einer speziellen Klimakammer am Institut für Zoologie der Universität Salzburg. Um die Temperaturabhängigkeit der Embryonal- und Larvalentwicklung untersuchen zu können, wurde die Temperatur in der Klimakammer in drei unabhängigen Versuchsreihen auf 23°C, 25 °C und 30 °C eingestellt. Zudem wurde eine Luftfeuchtigkeit von 60 ± 20 % und eine Licht-Dunkel-Periode von jeweils 12 Stunden gewählt.

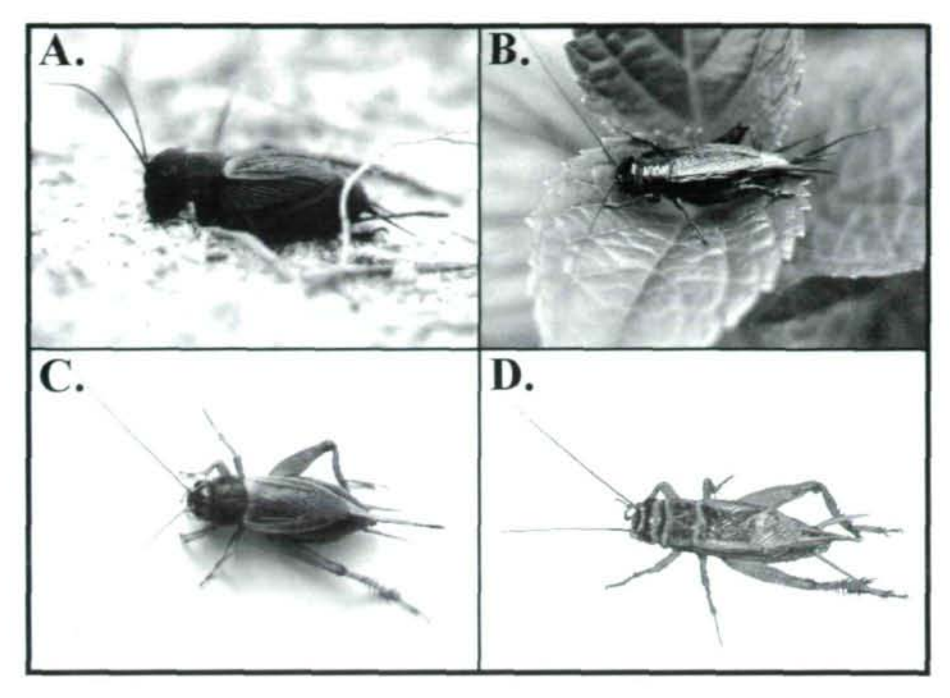


Abb. 1: Adulttiere der untersuchten Grillenarten. **A**. *Gryllus bimaculatus* (♀), **B**. *Teleogryllus commodus* (♀), **C**. *Gryllus assimilis* (♀), **D**. *Acheta domesticus* (♂).

Die adulten Grillen wurden nach Arten getrennt in Plastikgefäßen mit einer Grundfläche von ca. 30 x 45 cm und einer Höhe von ca. 25 cm gehalten. In die Behälter wurde zu diesem Zweck eine etwa 5 cm hohe Torflage gefüllt. Als Unterschlupf für die Tiere dienten leere Eikartons und zusammen geknäuelte Papierbögen. Die Nahrung der Grillen bestand einheitlich aus frischem Salat, Haferflocken und Standarddiät für Labortiere (Altromin 1222). Die notwendige Flüssigkeit wurde den Tieren durch wasserbefeuchtete Wattepads in Petrischalen geboten. Der Salat und die Wattepads wurden alle 2 Tage ausgewechselt, um einen guten Ernährungszustand der Grillen gewährleisten zu können.

Mit Ausnahme von *Teleogryllus commodus* waren bei den untersuchten Arten in den Zuchtbehältern sowohl Männchen als auch Weibchen enthalten. Nach Erlangung der Fortpflanzungsreife wurden je ein Männchen und ein Weibchen in ein Paarungsgefäß überführt. Die Weibchen wurden nach ihrer Verpaarung aus dem Gefäß entnommen und zur Eiablage in mit einer drei cm hohen Sandschicht gefüllte Gläser überführt. Die abgelegten Eier wurden gezählt und anschließend jeweils bei den oben angeführten Temperaturen bebrühtet. Nach dem Schlüpfen der Larven wurden diese in spezielle Plastikboxen überführt, wo sie unter Zugabe von Nahrung und Flüssigkeit bis zum 5. bzw. 6. Häutungsstadium gehalten wurden. Diese mittleren Larvenstadien konnten wieder zurück zu den Elterntieren gegeben werden.

Bei *Teleogryllus commodus* wurden mit Rücksichtnahme auf andere laufende Forschungsprojekte Larven und Adulttiere streng voneinander getrennt. Die Larven wurden in den Plastikbehältern herangezogen und sofort nach der Adulthäutung nach Geschlecht

getrennt in Gläser mit einem Fassungsvermögen von etwa 5 Liter überführt. Die Gläser wurden mit Nahrung, Flüssigkeit sowie zusammen geknäuelten Papierbögen versehen. Zur Untersuchung der Eiablage dieser Spezies wurden je ein Männchen und ein Weibchen in ein 500 ml-Becherglas gesetzt. Nach der Verpaarung wurden die Weibchen in Analogie zu den anderen Arten in spezielle Eiablagegefäße überführt. Ausbrütung der Eier und Haltung der geschlüpften Larven erfolgte in gleicher Weise wie bei den übrigen Spezies.

Untersuchung der Embryonal- und Larvalentwicklung

Für alle vier Grillenarten wurde die Dauer der Embryogenese, d.h. die Zeitspanne zwischen Eiablage und Schlüpfen der Larven, unter den oben beschriebenen Umgebungstemperaturen untersucht. Ebenso wurde der Fortgang der Larvalentwicklung für jede einzelne Spezies genau beobachtet und dokumentiert. Dabei wurde einerseits die Gesamtdauer der Entwicklung registriert, andererseits wurden auch die zeitlichen Abstände zwischen den einzelnen Häutungen sowie deren Gesamtzahl pro Larve notiert.

Neben der Entwicklungszeit wurde besonders bei *Teleogryllus commodus* noch die Zunahme der Körpermasse und -länge, welche nach dem Durchlaufen der einzelnen Häutungsstadien auftritt, dokumentiert. Dazu wurden je 50 Tiere pro Larvalstadium aus den Behältern aussortiert, im CO_2-Strom betäubt und einzeln mit einer Analysenwaage abgewogen bzw. mit einer Schublehre vermessen. Die Körperlänge wurde unabhängig vom Geschlecht als jene Distanz definiert, welche sich von der Stirn des jeweiligen Tieres bis zur Spitze des Abdomens erstreckt, d.h. Hinterleibsanhänge (Cerci), Anlagen des Ovipositors sowie Antennen wurden nicht in die Längenmessung miteinbezogen. Diese Untersuchung sollte nicht nur einen Unterschied von Masse und Länge zwischen den einzelnen Häutungsstadien aufzeigen, sondern auch diesbezügliche Diskrepanzen zwischen männlichen und weiblichen Tieren darstellen.

Ergebnisse

Einfluss der Temperatur auf die Embryogenese

Die Embryonalentwicklung der vier untersuchten Grillenarten wird maßgeblich von der Temperatur beeinflusst. Die Abnahme der mittleren Entwicklungsdauer mit steigender Temperatur, wie sie in den Diagrammen der Abb. 2 dargestellt ist, erfolgt für alle Arten sehr ähnlich. In den Graphen der Abb. 3 ist jeweils die Entwicklungsgeschwindigkeit, welche man aus dem Reziprokwert der Dauer erhält, gegen die Temperatur aufgetragen. Hier zeigt sich, dass alle vier Spezies etwa im gleichen Temperaturbereich (10 bis 15 °C) ihre Entwicklungsnullpunkte besitzen.

Für *Gryllus bimaculatus* (Abb. 2A) konnte bei einer Temperatur von 23 °C eine mittlere Dauer der Embryogenese von 17 ± 1 Tagen gemessen werden. Diese sank bei 25 °C auf 12 ± 1 Tage und bei 30 °C schließlich auf 9 ± 1 Tage. Damit war bei einer Temperatursteigerung um 7 °C eine Verkürzung der Embryonalentwicklung um annähernd 50 % festzustellen. Für die Entwicklungsgeschwindigkeit konnten die Werte 0.06 für 23 °C, 0.083 für 25 °C und 0.11 für 30 °C ermittelt werden (Abb. 3A). Unter Verwendung

dieser drei Punkte wurde eine lineare Regressionsanalyse durchgeführt. Die erhaltene Gerade mit der Gleichung y = 0.0071 x - 0.1002 schneidet die Temperaturachse bei 15.0 °C (= Entwicklungsnullpunkt).

Im Falle von *Teleogryllus commodus* (Abb. 2B) wurde bei 23 °C eine mittlere Entwicklungsdauer von 21 ± 2 Tagen registriert. Bei 25 °C verkürzt sich die Embryogenese bereits sehr deutlich und beträgt 14 ± 1 Tage. Bei 30 °C wird die Dauer nochmals um drei Tage auf 11 ± 1 Tage herabgesetzt. Wie im Falle von *Gryllus bimaculatus* kommt es bei einer Temperaturanhebung um 7 °C zu einer Reduktion der Entwicklungsdauer um 50 %. Für die Entwicklungsgeschwindigkeiten wurden die Werte 0.046 bei 23 °C, 0.071 bei 25 °C und 0.085 bei 30 °C errechnet. Die durch die Anpassung einer Regressionsgeraden (y = 0.0046 x - 0.0516) ermittelte untere Schwelle der Entwicklung liegt bei 11.3 °C (Abb. 3B).

Die nordamerikanische Steppengrille *Gryllus assimilis* zeigte bei 23 °C eine mittlere Entwicklungsdauer von 20 ± 1 Tagen. Diese sank bei 25 °C auf 13 ± 1 Tage und bei 30 °C schließlich auf 10 ± 1 Tage, was wiederum eine Gesamtverkürzung um etwa 50 % bedeutet (Abb. 2C). Die Entwicklungsgeschwindigkeiten wurden mit 0.05 bei 23 °C, 0.076 bei 25 °C und 0.1 bei 30 °C errechnet. Der aus der Regression (Gleichung der Geraden: y = 0.0067 x - 0.0974) resultierende Entwicklungsnullpunkt liegt bei 14.8 °C (Abb. 3C).

Die Embryonen von *Acheta domesticus* besitzen bei 23 °C eine mittlere Entwicklungsdauer von 18 ± 3 Tagen, wobei hier die ungewöhnlich hohe Schwankungs-breite sehr auffällig ist. Bei 25 °C verkürzt sich die Entwicklung auf 11 ± 2 Tage und bei 30 °C auf 9 ± 1 Tage (Abb. 2D). Mit steigender Temperatur ist auch eine Verringerung der Streuung zu verzeichnen. Die Entwicklungsgeschwindigkeiten können mit 0.057 bei 23 °C, 0.091 bei 25 °C und 0.11 bei 30 °C beziffert werden. Der Entwicklungsnullpunkt (Gleichung der Regressionsgeraden: y = 0.0072 x - 0.101) liegt im Falle dieser Spezies bei 14.0 °C (Abb. 3D).

Nicht nur die Embryonalentwicklung, sondern auch das Ausschlüpfen der Larven wird von der Temperatur beeinflusst. Bei 30 °C gelingt es den meisten Tieren wesentlich schneller, sich aus dem Ei zu befreien und die überlagernden Sandschichten zu durchdringen. Die körperliche Aktivität und der Stoffwechsel sind bei dieser für alle Arten nahezu optimalen Temperatur sehr hoch. Bei einer Senkung der Temperatur verringert sich einerseits die Schlüpfrate, andererseits dauert es auch länger, bis die Larven aus den Eiern gekrochen sind. Letztere Erläuterungen stützen sich auf zahlreiche durchgeführte Beobachtungen, wurden jedoch nicht einer statistischen Auswertung unterzogen.

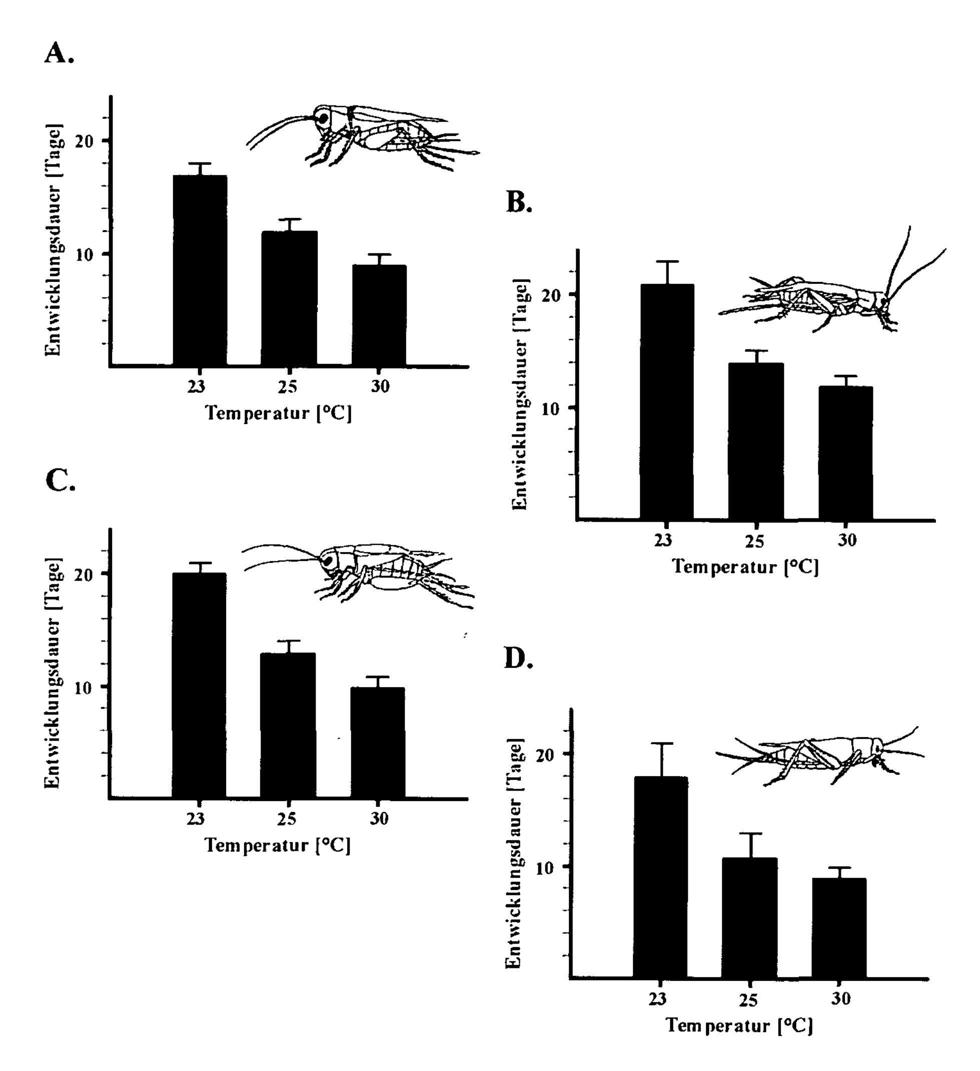


Abb. 2: Temperaturabhängigkeit der Embryogenese bei den vier untersuchten Grillenarten. **A**. *Gryllus bimaculatus*, **B**. *Teleogryllus commodus*, **C**. *Gryllus assimilis*, **D**. *Acheta domesticus*.

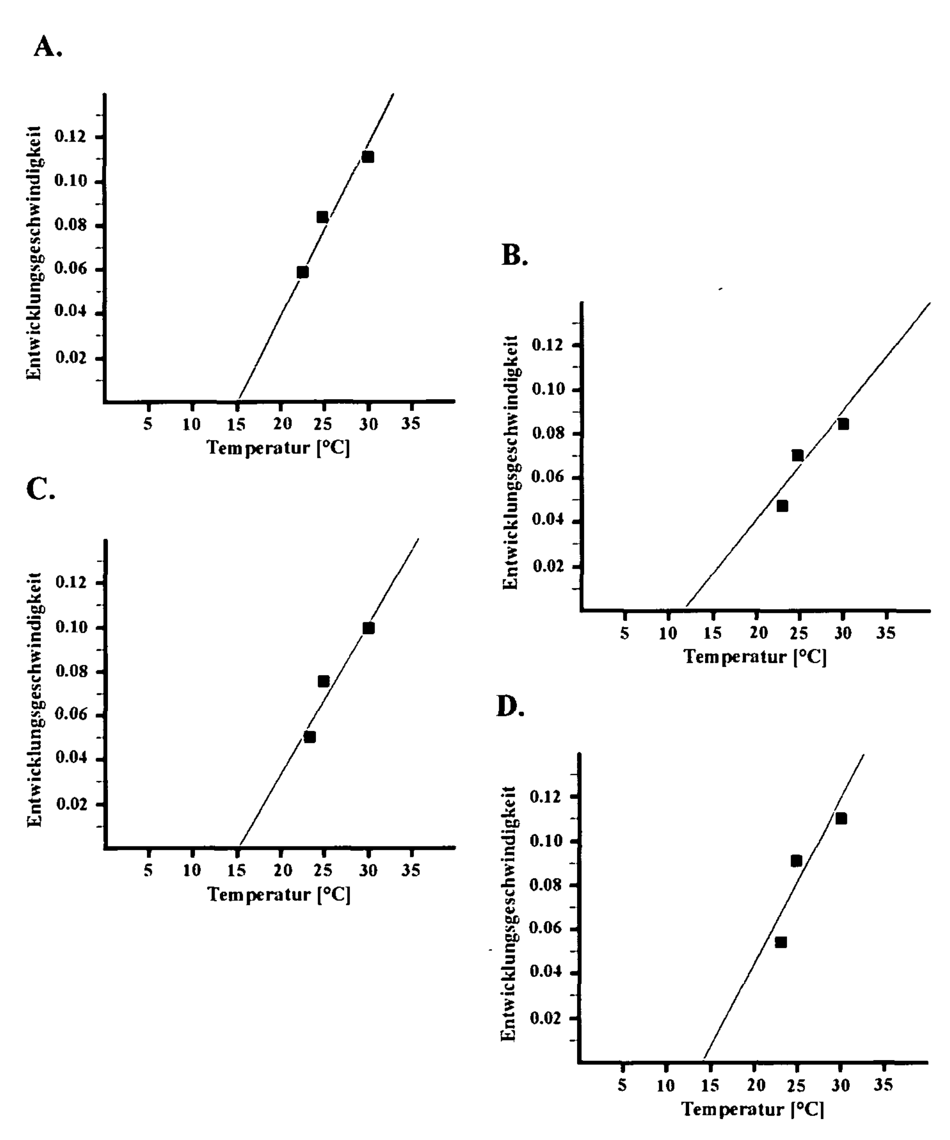


Abb. 3: Temperaturabhängigkeit der embryonalen Entwicklungsgeschwindigkeit (= 1/Entwicklungsdauer) bei *Gryllus bimaculatus* (A.), *Teleogryllus commodus* (B.), *Gryllus assimilis* (C.) und *Acheta domesticus* (D.). Die Schnittpunkte der Regressionsgeraden mit der Temperaturachse ergeben die entsprechenden Entwicklungsnullpunkte.

Temperaturabhängigkeit der Larvalentwicklung

In ähnlichem Maße wie die Embryogenese steht auch die Larvalentwicklung der untersuchten Grillenarten unter einem deutlichen Einfluss der Umgebungstemperatur. Bereits bei der Embryonalentwicklung war eine Verkürzung des Wachstumsprozesses mit stei-

gender Temperatur festzustellen, und dieser Trend setzt sich nach dem Schlüpfen der Larven weiter fort. Da die Larven bei hoher Temperatur weniger Zeit bis zum Erreichen des Adultstadiums benötigen, nimmt auch entsprechend die Zeit zwischen den Häutungsstadien ab. Vielfach wird sogar die Anzahl der Häutungen reduziert.

Bei der Mittelmeer-Feldgrille *Gryllus bimaculatus* konnte bei einer Umgebungstemperatur von 23 °C eine Entwicklungsdauer der Larven von 94 ± 8 Tagen registriert werden (Abb. 4A). Diese Zeitspanne reduzierte sich bei 25 °C auf 62 ± 7 Tage und bei 30 °C schließlich auf 48 ± 5 Tage. Somit war bei einer Temperaturerhöhung von 7 °C eine Verkürzung der Jugendentwicklung um annähernd 50 % zu verzeichnen. Als weiteres interessantes Ergebnis kann die Anzahl der Häutungen angesehen werden, welche bei 23 °C für 80 % der beobachteten Tiere 10 und für die restlichen 20 % 9 betrug. Bei 30 °C benötigten 30 % der Tiere 9 und 70 % 8 Häutungen bis zum Erreichen des Adultstadiums. Die schnellere Wachstumsgeschwindigkeit führte demnach zum Überspringen von zwei Häutungsstadien (Abb. 5A).

Im Falle der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus* dauerte die Jugendentwicklung bei einer Umgebungstemperatur von 23 °C 110 ± 12 Tage, also deutlich länger als *bei Gryllus bimaculatus*. Die Entwicklungszeit reduzierte sich bei 25 °C auf 92 ± 9 Tage und schlussendlich bei 30 °C auf 68 ± 7 Tage (Abb. 4B). Somit war innerhalb des untersuchten Temperaturbereiches eine Reduktion der Dauer des Larvenstadiums um ca. 40 % gegeben. Auch bei *Teleogryllus commodus* verringerte sich die Häutungszahl bei Temperaturerhöhung. So wurden bei 23 °C noch von 90 % der Tiere 11 und von 10 % 10 Häutungen durchlaufen, bei 30 °C jedoch bereits von 50 % der Grillen 10 und von 50 % 9 Häutungen (Abb. 5B).

Die nordamerikanische Steppengrille *Gryllus assimilis* zeigte bezüglich ihrer Larvalentwicklung eine ähnliche Temperaturabhängigkeit wie die bereits oben dargestellten Arten. Bei 23 °C dauerte die Jugendentwicklung noch 102 ± 8 Tage, verkürzte sich jedoch bei 25 °C auf 80 ± 9 Tage und bei 30 °C letztendlich auf 61 ± 4 Tage (Abb. 4C). Im untersuchten Temperaturbereich lag demnach eine Reduktion der Entwicklungszeit von ebenfalls 40 % vor (vgl. *Teleogryllus*). Bei 23 °C häuteten sich 70 % der beobachteten Tiere 11 mal und 30 % 10 mal. Bei 30 °C hingegen betrug die Häutungszahl bei 80 % der Tiere 10 und bei 20 % 9 (Abb. 5C).

Für das Heimchen *Acheta domesticus* gelten dieselben Tendenzen bezüglich der Temperaturabhängigkeit der Entwicklungsgeschwindigkeit wie bei den anderen Vertretern. Die Dauer der Larvalentwicklung bei 23 °C ist mit 117 ± 10 Tagen ungewöhnlich hoch, und auch die Anzahl der Häutungen nimmt bei dieser Temperatur einen hohen Wert 12 an (Abb. 4D). Bei 25 °C verkürzt sich die Entwicklungszeit der Larven auf 95 ± 6 Tage und bei 30 °C auf immerhin 65 ± 7 Tage. Die Reduktion der Dauer des Larvenstadium liegt demnach zwischen 40 und 50 %. Bei der im Rahmen der Untersuchung höchsten Temperatur kommt es auch zu einer Verringerung der Häutungszahl, welche für 50 % der Grillen 11 und für die restlichen 50 % 10 beträgt (Abb. 5D).

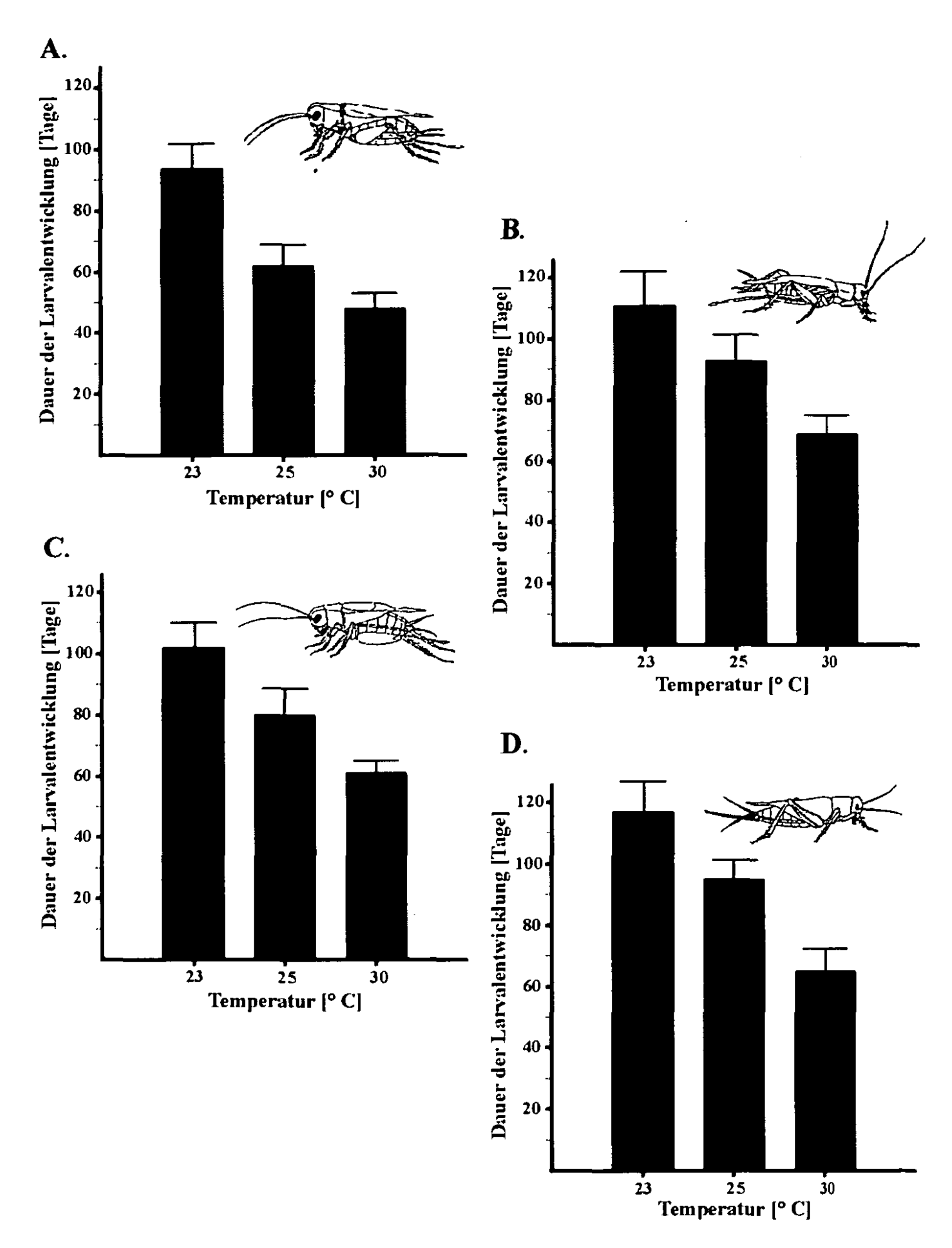


Abb. 4: Temperaturabhängigkeit der Larvalentwicklung für die vier untersuchten Grillenarten. **A.** *Gryllus bimaculatus*, **B.** *Teleogryllus commodus*, **C.** *Gryllus assimilis*, **D.** *Acheta domesticus*.

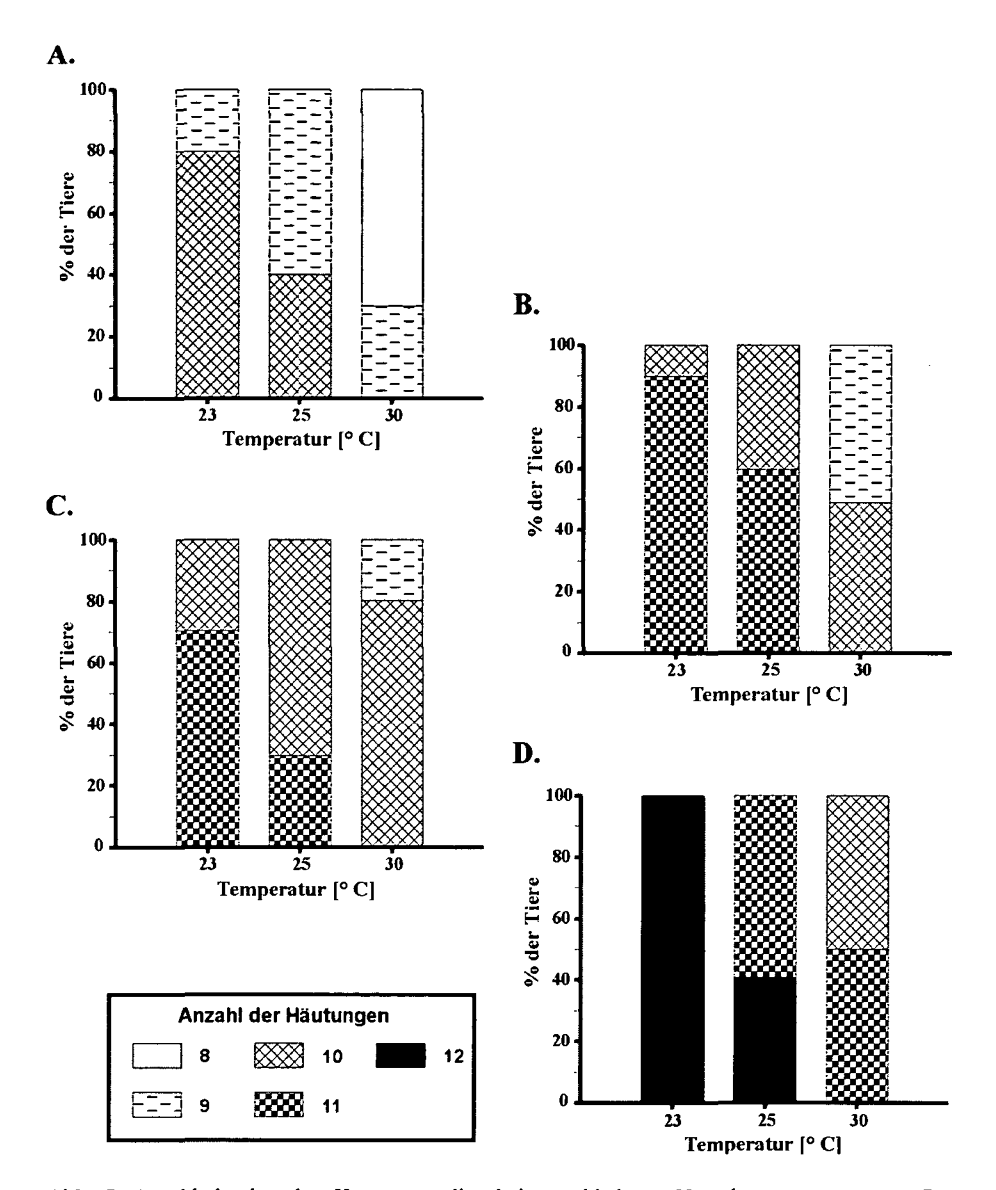


Abb. 5: Anzahl der larvalen Häutungsstadien bei verschiedenen Umgebungstemperaturen. Pro Temperatur wurden 100 Tiere ausgewertet. **A.** *Gryllus bimaculatus*, **B.** *Teleogryllus commodus*, **C.** *Gryllus assimilis*, **D.** *Acheta domesticus*.

Längen- und Gewichtszunahme der Larven von *Teleogryllus commodus*

Am Beispiel von *Teleogryllus commodus* wurden sowohl die Gewichts- als auch die Längenzunahme beim Durchlauf der einzelnen Larvalstadien dokumentiert. Die Untersuchungen beschränkten sich dabei auf jene Tiere, welche bei 25 °C - der derzeitigen Standardtemperatur - gehalten wurden. Die Ergebnisse dieser Beobachtungen sind in den Abb. 6A und 6B dargestellt. Wie aus den Graphen ersichtlich ist, wurden die Messungen von Körpergewicht und -länge ab dem dritten Häutungsstadium durchgeführt, da erst dieses Jugendstadium mit der zur Verfügung stehenden Waage erfasst werden konnte. Alle jüngeren Stadien lagen mit ihrem Gewicht außerhalb des Messbereiches (< 1 mg).

Wie den Abb. 6A und 6B entnommen werden kann, gehorcht sowohl die Gewichts- als auch die Längenzunahme der Larven einer exponentiellen Wachstumsfunktion. Das durchschnittliche Gewicht einer Larve im 3. Häutungsstadium beträgt 0.033 ± 0.010 g und steigt bis zum Erreichen der Adulthäutung auf das fast 25-fache an. Beim Adulttier selbst konnte ein Gewicht von 0.822 ± 0.051 g gemessen werden. Abb. 6A zeigt deutlich, dass zwischen allen Häutungsstadien signifikante Gewichtsunterschiede bestehen. Die einzelnen Messwerte des Gewichtes sind zum Teil sehr größeren Schwankungen unterworfen, was auf den unterschiedlichen Ernährungs- bzw. Darmfüllungszustand der untersuchten Larven zurückzuführen ist. Aufgrund dieser Tatsache sind zum Beispiel beim 3. und 4. Larvalstadium Spannweiten der Messwerte von mehr als 100 % zu erkennen, die sich jedoch mit zunehmendem Alter deutlich reduzieren. Bei den Adulttieren beträgt die Differenz zwischen Minimum und Maximum nur mehr etwa 20 % (bezogen auf den kleinsten gemessenen Wert von 0.752 g). Es muss hier noch erwähnt werden, dass für die Gewichtsmessungen sowohl Männchen als auch Weibchen verwendet wurden. Die Larven beider Geschlechter lassen keinerlei signifikante Gewichtsunterschiede erkennen, wohingegen zwischen Adutltieren verschiedenen Geschlechts mitunter sehr große Differenzen (bis zu 0.400 g) auftreten können.

Bei den Längenmessungen wurden die gleichen Tendenzen wie bei den Gewichtsmessungen beobachtet. Auch hier sind – wie Abb. 6B zeigt - zwischen den einzelnen Larvalstadien signifikante Unterschiede erkennbar. Beim dritten Häutungsstadium konnte eine Länge von 5.40 ± 0.33 mm ermittelt werden, welche sich bis zum Erreichen des Adultstatus mehr als vervierfachte (mittlere Körperlänge des Adulttieres: 23.10 ± 0.27 mm). Im Vergleich zu den Gewichtsmessungen unterliegen die Körperlängen innerhalb eines Stadiums nur relativ geringen Schwankungen, was durch Standardabweichungen zwischen 3 und 10 % des Mittelwertes und Spannweiten von 10 bis 20 % zum Ausdruck kommt. Innerhalb der larvalen Entwicklungsreihe kann der Unterschied in der Körperlänge zwischen männlichen und weiblichen Tieren vernachlässigt werden. Im Adultstadium treten jedoch zwischen Männchen und Weibchen - je nach physiologischem Zustand - mitunter deutliche Längenunterschiede auf (bis 20 %).

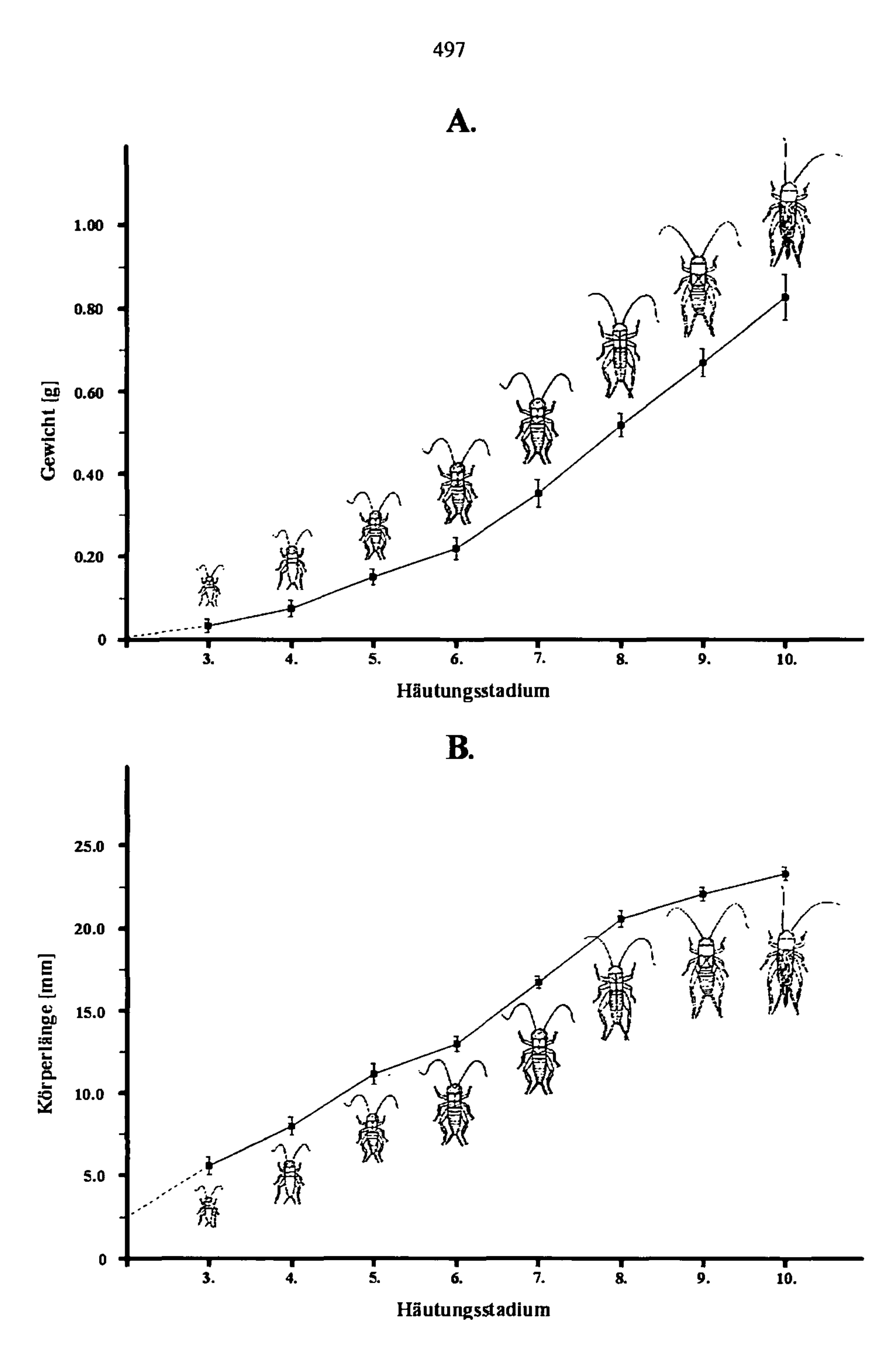


Abb. 6: Gewichts- (**A.**) und Längenzunahme (**B.**) der Larvalstadien von *Teleogryllus commodus* bei einer Umgebungstemperatur von 30 °C.

Diskussion

Embryonalentwicklung

Die Embryonalentwicklung von *Gryllus bimaculatus*, *Teleogryllus commodus*, *Gryllus assimilis* und *Acheta domesticus* wird in sehr deutlicher Weise vom exogenen Faktor Temperatur beeinflusst. Bei allen vier Arten kann eine Reduktion der Entwicklungszeit mit steigender Umgebungstemperatur beobachtet werden, wobei im Bereich von 23 °C bis 30 °C entsprechende Verkürzungen von bis zu 50 % zu registrieren sind. Die Entwicklungsnullpunkte liegen für alle vier Grillenvertreter im Temperaturbereich von 10 bis 15 °C. Die von HOFFMANN (1974, 1985) erhobenen Daten über den Entwicklungsverlauf von *Gryllus bimaculatus* korrelieren sehr gut mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit. HOFFMANN erhielt bei den konstanten Temperaturen 20 °C, 23 °C, 27 °C und 34 °C Entwicklungszeiten der Embryonen von 30, 18, 10 und 6 Tagen. Bei 38 °C kam die Entwicklung vollständig zum Erliegen. Als untere Schwellentemperatur für die Embryogenese wurden 16.6 °C errechnet, also um 1.6 °C mehr als im vorliegenden Fall. Untersuchungen an *Locusta migratoria migratorioides* sowie an *Melanoplus mexicanus* und *Camnula pellucida* hatten ähnliche Entwicklungstrends der Embryonalstadien zum Ergebnis, wobei auch bei diesen Vertretern der Orthoptera das Temperaturoptimum der Embryogenese jeweils um 30 °C liegt (HAGSTRUM & HAGSTRUM 1970). ANDERSON (1972) beschreibt für *Acheta domesticus* eine Entwicklungsdauer der Eier von 30 Tagen, ohne jedoch nähere Angaben über die Umgebungstemperatur zu machen. Diese müsste - um eine Übereinstimmung mit den vorliegenden Daten zu finden - zwischen 18 und 20 °C betragen haben. Interessant erscheint auch der Vergleich der gewonnenen Entwicklungsdaten mit jenen anderer Insektengruppen. Für *Pieris brassicae* beispielsweise senkt sich die Entwicklungsdauer der Embryonen von durchschnittlich 240 Stunden bei konstanten 14 °C auf 80 Stunden bei 30 °C, d.h. es liegt hier sogar eine Verkürzung um 67 % vor (NEUMANN & HEIMBACH 1975). Die Taufliege *Drosophila melanogaster* weist bei 18 °C eine Entwicklungsdauer des Embryos von etwa 40 Stunden und bei 30 °C eine Dauer der Entwicklung von 17 Stunden auf (DAVIDSON 1944). Die Embryogenese der Motte *Pectinophora gossypiella* dauert bei 18 °C im Mittel 90.8 Tage und bei 30 °C 26 Tage (WELBERS 1975). Alle hier angeführten Ergebnisse bringen recht deutlich zum Ausdruck, dass bei vielen der bisher untersuchten Insektengruppen eine maximale Entwicklungsgeschwindigkeit und damit ihr Temperatur-Präferendum bei 30 °C oder darüber vorliegt und dass sich die Entwicklungszeit zwischen unterem und oberem Nullpunkt um 50 bis 70 % verkürzt. Ausnahmen von dieser Regel stellen insbesonders solche Insekten dar, welche im Laufe ihrer Evolution eine Anpassung an extreme Lebensräume erfahren haben. Als solcher Extremist gilt zum Beispiel der Käfer *Hydromedion sparsutum*, dessen Lebensraum die subantarktische Insel South Georgia darstellt. Die Anpassung an das kalte Klima führte bei diesem Tier soweit, dass seine Entwicklung nur mehr zwischen -0.7 und +8 °C vollständig abläuft. Konstante Temperaturen über 10 °C führen zu einer annähernd 100%igen Mortalitätsrate (HADERSPECK & HOFFMANN 1990).

Die Resultate der Temperaturexperimente zeigen, dass die Eier der Grillen eine relativ hohe Toleranz gegenüber der Umgebungstemperatur besitzen. Die Entwicklung des befruchteten Eies läuft sowohl bei tieferen Temperaturen (> 15 °C) als auch bei größerer Temperatur (um 30 °C) ab. Diese Toleranz spielt bei der Betrachtung der Lebensräume

der einzelnen Orthopterenarten eine wichtige Rolle, da hier mitunter entsprechende Temperaturschwankungen zwischen Tag und Nacht sowie zwischen den Jahreszeiten auftreten können. Vor allem die Wechseltemperaturen innerhalb einer Photoperiode üben auf den Entwicklungsverlauf einen starken Einfluss aus. Experimente mit periodisch wechselnden Temperaturen vermögen die natürlichen Gegebenheiten sicherlich exakter zu simulieren als Versuche mit Konstanttemperaturen und wurden zu diesem Zweck von HOFFMANN (1974) sowie BEHRENS et al. (1983) an *Gryllus bimaculatus* durchgeführt. Die Mittelmeer-Feldgrille bewohnt im Freiland einen Lebensraum, an welchem sie trotz ihres zeitweiligen Aufenthaltes in Erdlöchern parallel zum Tag-Nacht-Zyklus erheblichen Temperaturschwankungen ausgesetzt ist. Untersuchungen von FERKAU (1972) und STOCKMEIER (1973) zeigten, dass *Gryllus bimaculatus* langfristig den sehr weiten Temperaturbereich von 5 bis 40 °C, aber auch tagesperiodisch schwankende Temperaturen mit Amplituden über 30 °C erträgt. In den Versuchen von HOFFMANN ergab sich, dass die Embryonalentwicklung bei schnell wechselnden Temperaturen in ihrer Dauer nur unwesentlich von jener bei konstanter Umgebungswärme abweicht. Signifikante Unterschiede traten jedoch bei der Schlüpfrate auf, welche bei Wechseltemperaturen ein Maximum von 65 % erreichte, bei Konstanttemperaturen hingegen höchstens 53 % betrug (34 °C). Da die anderen untersuchten Grillenarten bezüglich ihrer Embryogenese bei konstanten Temperaturen ein ähnliches Verhalten aufweisen wie *Gryllus bimaculatus*, liegt die Vermutung nahe, dass diese auch auf oszillierende Temperaturen in ähnlicher Weise reagieren.

Larvalentwicklung

Die Geschwindigkeit der Larvalentwicklung wird bei den vier untersuchten Grillen dieser Studie in ähnlich Weise von der Umgebungstemperatur beeinflusst wie die Embryonalentwicklung. Bei allen vier Arten kann bei Temperaturerhöhung von 23 °C auf 30 °C eine Reduktion der Jugendentwicklungsdauer von 40 bis 50 % festgestellt werden. *Gryllus bimaculatus* zeigt dabei wohl die stärkste Abnahme der Dauer mit steigender Temperatur (Verringerung von 94 ± 8 Tage bei 23 °C auf 48 ± 5 Tage bei 30 °C; vgl. Abb. 4). Neben einer Verringerung der larvalen Entwicklungszeit kommt es bei allen Arten mit der Steigerung der Umgebungswärme auch zu einer Reduktion der Anzahl an Häutungsstadien. So nimmt diese Zahl für einen beträchtlichen Teil der Larvenpopulation zwischen niedrigster und höchster Temperatur der Untersuchung um 2 ab (vgl. Abb. 5). *Teleogryllus commodus* beispielsweise verringert seine Häutungszahl von anfänglich 11 auf 9. Arbeiten zur Larvalentwicklung von *Gryllus bimaculatus*, wie sie vor allem von BEHRENS et al. (1983) und MERKEL (1977) veröffentlicht wurden, haben ähnliche Ergebnisse zum Inhalt wie die vorliegende Arbeit. So wurde bei 23 °C eine Dauer der Jugendentwicklung von 96 ± 8 Tagen festgestellt, welche sich bei 34 °C auf 30 ± 4 Tage verringert. Die Häutungszahl nahm innerhalb dieser Temperaturspanne - analog zu den hier dargestellten Ergebnissen - von 10 auf 8 ab. MERKEL (1977) führt weiters an, dass die Wirkung der Temperatur auf die Entwicklung der Larven je nach Proteingehalt des zur Verfügung gestellten Futters verstärkt oder abgeschwächt werden kann. Je höher der Eiweißgehalt des Futters ist, desto schneller verläuft die Jugendentwicklung im gegebenen Temperaturbereich. MERKEL gibt für *Gryllus bimaculatus* ein Optimum der Larvalentwicklung bei einer Temperatur von 27 °C und einer Diät mit 30 % Proteingehalt an. Studien über die Jugendentwicklung verschiedener

Grillen wurden bereits von GHOURI und MCFARLANE (1958) angestellt. Diese frühen Daten stehen sowohl im Einklang mit jenen der vorliegenden Arbeit als auch mit jenen der Publikationen aus den 70er und 80er Jahren. In ähnlich dramatischer Weise wie bei den Orthopteren steigt die Geschwindigkeit der Larvenentwicklung auch bei zahlreichen Vertretern der Lepidopteren an. Die Larven des Kohlweißlings *Pieris brassicae* entwickeln sich bei einer Umgebungstemperatur von 18 °C in 32 bis 34 Tagen, bei 26 °C jedoch in 20 bis 22 Tagen (NEUMANN & HEIMBACH 1975). Ein vollständiges Aussetzen der Entwicklung konnte hier für eine Temperatur von 5.2 °C errechnet werden. Im Falle von *Pectinophora gossypiella* erhöht sich die Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven im Bereich zwischen 18 und 34 °C um beinahe das Vierfache (WELBERS 1975). Alle diese Daten bringen recht klar zum Ausdruck, dass die Larvalentwicklung vieler Insekten in Analogie zur Embryogenese ihr Präferendum bei Temperaturen um 30 °C besitzt.

Wie bei der Embryonalentwicklung muss auch hier in Betracht gezogen werden, dass Wechseltemperaturen die natürlichen Gegebenheiten der Grillen genauer simulieren. BEHRENS et al. (1983) konnten herausfinden, dass sich periodisch ändernde Temperaturen bei der Jugendentwicklung von *Gryllus bimaculatus* eine nicht zu vernachlässigende Rolle spielen. Bei zweimaligem täglichen Temperaturwechsel zwischen 24 und 12 °C betrug die Entwicklungsdauer nach Angabe der Autoren 167 ± 12 Tage, wohingegen bei schnell oszillierenden Temperaturen (26:14 °C; alle 8 Stunden) eine Dauer von 75 ± 6 Tagen zu registrieren war. Es wird gemeinhin angenommen, dass durch die schnell wechselnden Temperaturen eine Beeinflussung der Hormonproduktion stattfindet, welche die signifikante Veränderung der Entwicklungszeit verursacht (HOFFMANN et al. 1981; HOFFMANN & BEHRENS 1982; PORCHERON et al. 1982). Zudem scheinen die Grillen in ihrem natürlichen Lebensraum in der Lage zu sein, rasche Temperaturänderungen durch spezifische Verhaltensmechanismen, welche der Regulation der Körpertemperatur dienen, kompensieren zu können (BEHRENS et al. 1983). Diese Phänomene führen letztlich zu einer erheblichen Steigerung der larvalen Entwicklungsgeschwindigkeit bei Wechseltemperaturen. Ähnliche Beobachtungen konnten von SCHMIDT (1981) für den xero- und heliophilen mediterranen Grashüpfer *Acrotylus patruelis* gemacht werden.

Sowohl Gewicht als auch Länge der Larvalstadien von *Teleogryllus commodus* unterliegen vom ersten bis zum letzten Häutungsstadium einem deutlichen Anstieg (vgl. Abb. 6A, 6B). Ähnliche Wachstumskurven wurden von BEHRENS et al. (1983) sowie MERKEL (1977) auch für *Gryllus bimaculatus* ermittelt, wobei der Kurvenverlauf mit steigender Temperatur immer steiler wurde, da sich der Abstand zwischen den Häutungsstadien verringerte. Die Form der Gewichts- bzw. Längenkurve wird nach Angaben von Merkel wiederum von der Zusammensetzung der angebotenen Nahrung mit beeinflusst. Proteinreiche Nahrung führt im gegebenen Temperaturbereich zu einer schnelleren Zunahme von Larvengewicht und -länge. Der optimale Zuwachs liegt bei Temperaturen um 30 °C und Eiweißgehalten der Diät um 30 % vor. Diese Angaben können aufgrund zahlreicher Beobachtungen auch auf die im Rahmen der vorliegenden Arbeit untersuchten Grillenarten ausgeweitet werden. Der Einfluss von Wechseltemperaturen auf die Gewichts- und Längenzunahme dürfte in analoger Weise gegeben sein wie bei der Dauer der Larvalentwicklung. Bestätigungen dieser Annahme werden durch die Studien an *Pectinophora gossypiella* gegeben (WELBERS 1975), wo wechselnde Temperaturen den Gewichtszuwachs der Larven noch zusätzlich förderten.

Zusammenfassung

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die Temperaturabhängigkeit der Embryonal- und Larvalentwicklung bei den Grillenarten *Teleogryllus commodus*, *Gryllus assimilis*, *Gryllus bimaculatus* und *Acheta domesticus* darzustellen. Zu diesem Zweck wurden folgende drei Versuchstemperaturen festgelegt: 23 °C, 25 °C und 30 °C. Die Ergebnisse der Untersuchung zeigen recht deutlich, dass steigende Temperaturen zu einer Verkürzung sowohl der Embryogenese als auch der Larvalentwicklung führen. Generell verkürzt sich die Dauer der Embryonalentwicklung im beobachteten Temperaturbereich um 30 bis 50 %, im konkreten Fall z.B. bei *Acheta* von 20 ± 3Tage auf 10 ± 2 Tage. Dabei werden alle Stadien der pränatalen Entwicklung in etwa gleichem Masse verkürzt. Die nachfolgende Larvalentwicklung erfährt einheitlich eine Verkürzung um 40 bis 50 %, wobei sich sowohl die Dauer zwischen einzelnen Larvalhäutungen als auch die Anzahl der Häutungsstadien selbst verringert. Detaillierte Untersuchungen einzelner Larvalstadien von *Teleogryllus* ergaben eine exponentielle Zunahme von Gewicht und Länge der Tiere. Die Ergebnisse der Studie lassen eine gute Korrelation mit den natürlichen Gegebenheiten erkennen. Alle herangezogenen Grillen sind Wärme liebend und demzufolge hauptsächlich in mediterranen Breiten beheimatet. Bei allen Spezies erfolgen Reproduktion, Embryonal- und Larvalentwicklung hauptsächlich zur wärmsten Zeit des Jahres.

Literatur

ANDERSON D.T. (1972): The Development of Hemimetabolous Insects. In: COUNCE S.J. & C.H. WADDINGTON, Developmental Systems: Insects; Volume I. — 305 pp., Academic Press (London, New York).

BEHRENS W., HOFFMANN K.-H., KEMPA S., GÄßLER S. & G. MERKEL-WALLNER (1983): Effects of diurnal thermoperiods and quickly oscillating temperatures on the development and reproduction of crickets, *Gryllus bimaculatus*. — Oecologia **59**: 279-287.

BRAUNE H.J. (1971): Der Einfluss der Temperatur auf Eidiapause und Entwicklung von Weichwanzen (Heteroptera, Miridae). — Oecologia **8**: 223-266.

DAVIDSON J. (1944): On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperature. — J. Anim. Ecol. **13**: 26-38.

FERKAU G. (1972): Das Wachstum der Larven von *Gryllus bimaculatus* in Abhängigkeit von Futter und Temperatur. — Staatsexamensarbeit, Erlangen.

GEWECKE M. (1995): Physiologie der Insekten. — 445 pp., Gustav Fischer Verlag (Stuttgart, Jena, New York).

GHOURI A.S.K. & J.E. MCFARLANE (1958): Observations on the development of crickets. — Can. Entomol. **90**: 158-165.

HADERSPECK W. & K.-H. HOFFMANN (1990): Effects of photoperiod and temperature on development and reproduction of *Hydromedion sparsutum* (MÜLLER) (Coleoptera, Perimylopidae) from South Georgia (Subantarctic). — Oecologia **83**: 99-104.

HAGSTRUM D.W. & W.R. HAGSTRUM (1970): A simple device for producing fluctuating temperatures, with an evaluation of the ecological significance of fluctuating temperatures. — Ann. Entomol. Soc. Am. **66**: 407-410.

HOFFMANN K.-H. (1974): Wirkung von konstanten und tagesperiodisch alternierenden Temperaturen auf Lebensdauer, Nahrungsverwertung und Fertilität adulter *Gryllus bimaculatus*. — Oecologia **17**: 39-54.

HOFFMANN K.-H. (1985): Environmental Physiology and Biochemistry of Insects. — Springer-Verlag (Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo).

HOFFMANN K.-H. & W. BEHRENS (1982): Free ecdysteroids in adult male crickets, *Gryllus bimaculatus*. — Physiol. Entomol. **7**: 269-279.

HOFFMANN K.-H., BEHRENS W. & W. RESSIN (1981): Effects of a daily temperature cycle on ecdysteroid and cyclic nucleotide titres in adult female crickets, *Gryllus bimaculatus*. — Physiol. Entomol. **6**: 375-385.

JANISCH E. (1925): Über die Temperaturabhängigkeit biologischer Vorgänge und ihre kurvenmäßige Analyse. — Pflügers Archiv **209**: 414-436.

MCNEILL S. (1973): The dynamics of a population of *Leptoterna dolabrata* (Heteroptera: Miridae) in relation to its food resources. — J. Anim. Ecol. **42**: 495-507.

MERKEL G. (1977): The effects of Temperature and Food Quality on the Larval Development of *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera, Gryllidae). — Oecologia **30**: 129-140.

NEUMANN D. & P. HEIMBACH (1975): Das Wachstum des Kohlweißlings bei konstanten und tagesperiodisch wechselnden Temperaturen. — Oecologia **20**: 135-141.

PORCHERON P., PAPILLON M. & J.C. BAEHR (1982): Hormonal levels and protein variations during sexual maturation of *Schistocerca gregaria*; effect of rearing temperature. — Experientia **38**: 970-972.

SCHMIDT G.H. (1981): Growth and behaviour of *Acrotylus patruelis* (H.-S.) larvae in temperature gradients under laboratory conditions. — Zool. Anz. **206**: 11-25.

SCHRAMM U. (1972): Temperature-food interaction in herbivorous insects. — Oecologia **9**: 399-402.

STOCKMEIER E. (1973): Der Einfluss von Cholesterin und Fettsäuren in der Diät auf Wachstum, Vorzugstemperatur und Zusammensetzung der Lipidklassen von *Gryllus bimaculatus* bei zwei verschiedenen Haltungstemperaturen. — Staatsexamensarbeit, Erlangen.

TAUBER M.J., TAUBER C.A. & S. MASAKI (1986): Seasonal adaptations of insects. — Oxford University Press (Oxford).

VARLEY G.C., GRADWELL G.R. & M.P. HASSEL (1980): Populationsökologie der Insekten. — Thieme-Verlag (Stuttgart).

WELBERS P. (1975): Der Einfluss von tagesperiodischen Wechseltemperaturen bei der Motte *Pectinophora*. 1. Entwicklungsdauer, Larvengewicht und Reproduktionsrate. — Oecologia **18**: 31-42.

Anschrift des Verfassers: Mag. mult. Robert STURM
Brunnleitenweg 41
A-5061 Elsbethen, Österreich